Abwehrlaute afrikanischer Spitzmäuse der Gattung *Crocidura* Wagler, 1832 und ihre systematische Bedeutung [1])

Von

RAINER HUTTERER

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn

und

PETER VOGEL [2])

Institut de zoologie et d'écologie animale, Lausanne

Die Analyse von Lautäußerungen zur Klärung systematischer Probleme – bei Amphibien und Vögeln eine gängige Methode – ist bisher bei Säugetieren selten angewandt worden. Richtungweisend sind hier die Arbeiten von Tembrock (1960, 1962, 1963, 1967), vor allem das Referat von 1962, in dem verwandtschaftliche Beziehungen innerhalb der Gattungen *Canis, Panthera* und *Hylobates* aufgrund ihrer Lautäußerungen erörtert werden. Einen ähnlichen Versuch unternahm Andrew (1963 a, b) bei Primaten, wobei die Evolution der menschlichen Sprache im Vordergrund seiner Arbeit stand. Neben diesen z. T. systematisch ausgerichteten Arbeiten sind in den letzten Jahren zahlreiche Beschreibungen akustischer Signale erschienen, von denen in diesem Zusammenhang besonders Veröffentlichungen mit einem Überblick über kleine taxonomische Einheiten interessieren, wie die von Watts (1975) über Laute von 4 Arten der Gattung *Notomys,* Gould (1975) über Laute neugeborener Fledermäuse aus 8 Gattungen oder Eisenberg, Collins & Wemmer (1975) über Laute von Beuteltieren. Systematische Schlüsse ziehen diese Autoren aus ihren Ergebnissen jedoch nicht.

Die Insektivoren erscheinen uns für einen Versuch in dieser Richtung geeignet, da ihr Lautrepertoire nicht so komplex ist wie das höherer Säuger und deshalb die Homologisierung von Lauten als Grundlage jeder Vergleichbarkeit noch möglich ist. Andererseits ist ihr akustisches Inventar doch so differenziert, daß sicht- und meßbare Unterschiede vorhanden sind. Studien am Lautrepertoire von 2 europäischen *Sorex*-Arten (*araneus, minutus*) haben gezeigt, daß Spitzmäuse im Kontext des Abwehrverhaltens tonale Schreie äußern, die relativ formkonstant sind (Hutterer 1976). Wei-

[1]) Herrn Prof. Dr. Martin Eisentraut anläßlich der Vollendung seines 75. Lebensjahres gewidmet.

[2]) Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung wissenschaftlicher Forschung (Gesuch Nr. 3.515.71 und 3.821.72).

tere Untersuchungen an 17 Arten aus 4 Gattungen ergaben nicht nur Unterschiede zwischen Arten, sondern auch gemeinsame Strukturen bei Arten derselben Gattung (Hutterer, in Vorber.). Damit ist gezeigt, daß Laute ebenso wie morphologische Strukturen in der Säugetiersystematik verwendet werden können.

Im folgenden beschreiben wir Abwehrlaute von 7 afrikanischen *Crocidura*-Arten. Die Crociduren Afrikas sind eine taxonomisch schwierige Gruppe, die zu ständigen Neubeschreibungen und Revisionen bestehender Taxa Anlaß gibt (Heim de Balsac 1958, 1968, Heim de Balsac & Aellen 1958, Heim de Balsac & Barloy 1966). Da Körpergestalt und Schädelform nur wenige Strukturen aufweisen, auf die sich eine exakte Artbestimmung stützen könnte, erscheint es uns als besonders vorteilhaft, zur Abgrenzung von Arten und zur Erforschung ihrer phyletischen Beziehungen auch Verhaltensstrukturen zu berücksichtigen. Wir hoffen, mit dieser Methode die durch Chromosomenuntersuchungen gewonnenen Ergebnisse (Meylan 1967, 1971), die ebenfalls stammesgeschichtlich interpretiert werden können, sinnvoll zu ergänzen.

Material und Methode

Zur Verfügung standen uns Laute, die einerseits von einem Autor (P.V.) an der Elfenbeinküste 1971–1972 gesammelt wurden, andererseits Aufnahmen, die zu einem späteren Zeitpunkt in der Laborkolonie von Lausanne realisiert worden sind.

Crocidura flavescens spurrelli: Adiopodoumé, Cote-d'Ivoire, CI (Fundortkoordinaten sind, soweit hier nicht angegeben, in Vogel 1976 zu finden), 2 Aufnahmen, 8. und 10. 3. 1972, Sonagraphierte Laute: 28. *C. flavescens manni:* Mopti/Mali (14.29 N, 4.10 W), 1 Aufn. 1974, Sonagr. Laute: 17. *C. giffardi:* Bobo-Dioulasso, Obervolta, 1 Aufn. 1974, Sonagr. Laute: 29. *C. poensis:* Adiopodoumé, CI, 1 Aufn. 6. 3. 1972, Sonagr. Laute: 9. *C. jouvenetae:* Adiopodoumé, CI, 1 Aufn. 3. 3. 1972, Sonagr. Laute: 37. *C. theresae:* Dabou, CI (5.02 N, 4.23 W), 2 Aufn. 17. 12. 1971, 4. 3. 1972, Sonagr. Laute: 23. *C. wimmeri:* Adiopodoumé, CI, 1 Aufn. 31. 5. 1972, Sonagr. Laute: 11. Zum Vergleich wurden Tonaufnahmen der europäischen Arten *Crocidura russula* (Schweiz, BRD) und *C. leucodon* (Schweiz) herangezogen. Insgesamt standen 154 sonagraphierte Laute afrikanischer und europäischer Crociduren zur Verfügung.

Belegexemplare (Schädel, Bälge) der afrikanischen Arten befinden sich in der Sammlung von P. Vogel.

Die Aufnahmen wurden mit Uher-Report Geräten und einem Mikrofon „Beyer M 260" durchgeführt. Sonagraphiert [3]) wurde mit dem Kay Electric Vibralyser 7030 A im Bereich 160 – 16 000 Hz bei halber Bandgeschwindigkeit, wodurch der Analysierbereich bis 32 kHz erweitert wurde. Überraschenderweise stellte sich beim Sonagraphieren heraus, daß die verwendete Mikrofon-Geräte-Kombination weit über den von den Herstellerfirmen angegebenen Bereich hinaus aufnahm. Da die Aufnahmeempfindlichkeit des Mikrofons oberhalb 20 kHz steil abfällt, können wir

[3]) Für die großzügig gewährte Möglichkeit, am Gerät der Kommission für Schallforschung (Wien) zu arbeiten, sei Herrn Dr. W. Deutsch herzlich gedankt.

in diesem Bereich keine Aussagen über die Intensitätsverhältnisse innerhalb eines Lautes machen; Vergleiche von Strukturen sind jedoch ohne weiteres möglich.

Für einen quantitativen Vergleich wurde die zeitliche Dauer der Laute (T) und der Frequenzschwerpunkt des Grundtones (FS, vgl. Bergmann 1976), der bei allen Arten zugleich die Hauptfrequenz darstellt, vermessen. Über die Meßweise gibt Abb. 1 Auskunft.

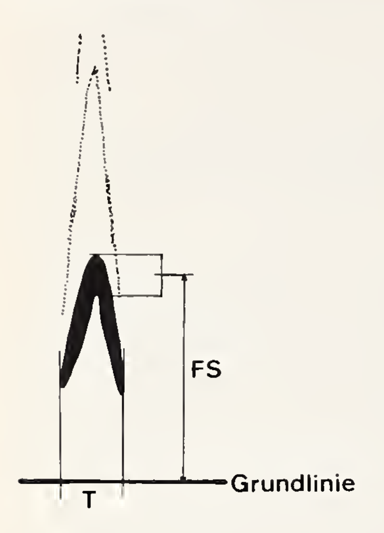


Abb. 1: Schema zur Darstellung der Meßweise von Frequenzschwerpunkt (FS) und Dauer (T) eines Abwehrlautes.

Ergebnisse

Crocidura flavescens spurrelli Thomas, 1910; *Crocidura flavescens manni* Peters, 1898:

Diese zwei Unterarten des *flavescens*-Komplexes weisen in ihren Abwehrschreien weitgehende Übereinstimmung auf. Die Laute bestehen aus einem krampenartig gebogenen Grundton und 2 Obertönen. Der Frequenzschwerpunkt von *spurrelli* liegt bei 16.3 kHz, von *manni* bei 13.8 kHz (Abb. 2 und Tab. 1). Die Unterart *spurrelli* ist mit 29 g Körpergewicht halb so schwer wie *manni* (50–60 g), die Unterschiede in der Frequenz können daher konstitutionsbedingt sein (s. u.).

Crocidura giffardi de Winton, 1898:

Die vorliegenden Sonagramme lassen sich nicht von denen der *flavescens*-Subspecies unterscheiden. Der Frequenzschwerpunkt liegt mit 14.0 kHz wie bei *manni*, im Mittel sind die Abwehrlaute etwas länger. Diese Art, deren ♂ bis zu 120 g Körpergewicht aufweisen können, ist eine der größten Spitzmäuse Afrikas.

Crocidura poensis pamela Dollmann, 1915:

Die Laute dieser Art sind den vorhergehenden ähnlich, der Grundton ist im Sonagramm aber mehr U-förmig gebogen und seine Frequenz ist regelmäßig höher, was zur Folge hat, daß im analysierten Bereich von 32 kHz

nur 1 Oberton zu sehen ist. Anhand der Form und Frequenz lassen sich die Laute gut von *flavescens* und *giffardi* unterscheiden. Das Gewicht dieser Art liegt bei 13.5 g.

Crocidura jouvenetae ebriensis Heim de Balsac & Aellen, 1958:

Die kleinste Art (8,7 g) unter den hier untersuchten Crociduren zeigt in ihren Lauten bemerkenswerte Unterschiede zu *flavescens, giffardi* und *poensis*. Außer dem Hauptfrequenzband, dessen Schwerpunkt bei 18.3 kHz liegt, sind zahlreiche feine Strukturen zu erkennen, die im typischen Fall ein X bilden (Abb. 2). Anhand dieser Strukturen läßt sich die Art von allen anderen unterscheiden. Die Variationsbreite der Laute ist in Abb. 2 dargestellt.

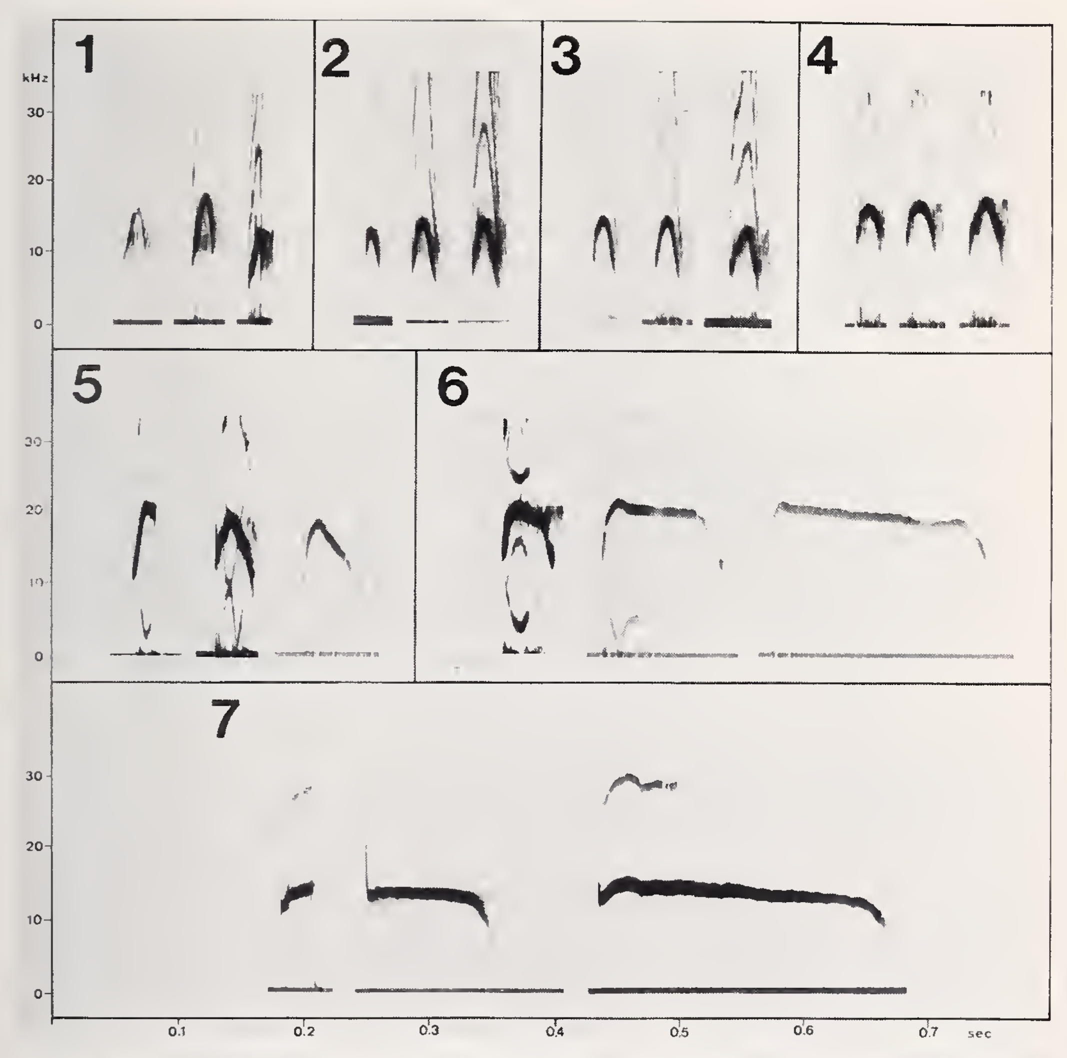


Abb. 2: Je 3 Sonagramme von Abwehrlauten der untersuchten afrikanischen Arten. Die Nummern stimmen mit denen in der Tab. 1 überein.

Crocidura theresae Heim de Balsac, 1968:

Die Abwehrlaute sind ähnlich wie bei *jouvenetae*, doch ist das Hauptfrequenzband U-förmiger und häufig in die Länge gezogen; es fehlen die X-Strukturen von *jouvenetae*, statt dessen finden wir mehrere feine gegenläufige Frequenzbänder, die zusammen mit dem Hauptfrequenzband eine ausgeprägte Diplophonie bei dieser Art erkennen lassen (vgl. Abb. 2, mittleres Sonagramm). Die Laute von *theresae* hören sich wie Explosivlaute mit einem langen Nachhall an, was durch Überlagerung der Intensitäten beider gegenläufiger Stimmen zu erklären ist. Ansätze zur Zweistimmigkeit sind auch bei *jouvenetae* vorhanden (Abb. 2).

C. theresae ist eine kleine Art mit einem Körpergewicht von 12 g.

Crocidura wimmeri Heim de Balsac & Aellen, 1958:

Die Abwehrlaute dieser mittelgroßen Art (21 g) bestehen fast nur aus langen Frequenzbändern mit einem Oberton; bei wenigen Lauten sind klickartige Anfangs- oder Endstücke vorhanden. Unter 8 sonagraphierten Lauten ist einer von kurzer Dauer (24 msec), die anderen sind über 100 msec lang. Im Mittel sind sie wesentlich länger als die der anderen Arten. Leider liegen nur wenige Aufnahmen vor, weshalb die Variationsbreite der Laute nicht voll erfaßt werden kann. Das vorhandene Material deutet aber darauf hin, daß *wimmeri* in enger Beziehung zu *theresae* steht.

Tabelle 1: Charakteristik der Abwehrlaute

Nr.	Art	n	T (msec) min-$\bar{x}$-max	FS (kHz) min-$\bar{x}$-max	Obertöne
1	*C. flavescens spurrelli*	14	15– 16.4– 25	11.7–16.3–19.5	2
2	*C. flavescens manni*	17	14– 19.1– 24	12.5–13.8–15.5	2
3	*C. giffardi*	20	15– 21.2– 25	11.2–14.0–16.0	2–3
4	*C. poensis*	9	21– 23.0– 28	16.2–16.8–17.0	1
5	*C. jouvenetae*	10	17– 25.0– 55	16.5–18.3–20.0	0–1
6	*C. theresae*	15	40–121.3–202	19.6–20.8–22.0	0–1
7	*C. wimmeri*	8	24–216.7–271	11.7–13.5–15.0	1

Schon das Abhören der Bandaufnahmen gab zu der Vermutung Anlaß, daß die kleinen Arten höher rufen als die großen. Es war deshalb zu prüfen, ob ein Zusammenhang zwischen Körpergröße und Lautfrequenz besteht. In der Tat läßt sich für die 7 afrikanischen Arten ein derartiger Zusammenhang nachweisen. In Abb. 3 ist in doppelt logarithmischer Darstellung die Kopf-Rumpflänge gegen die Mittelwerte der Frequenzschwerpunkte aufgetragen. Für die erhaltene Verteilung lautet die Regressionsgerade: $\log FS = 2.14 - 0.47 \log KR$ mit einem Regressionskoeffizienten von $r = 0.84$.

C.wimmeri weicht am stärksten ab, für diese Art wäre an größerem Material zu prüfen, ob die Abweichung sich auf den geringen Probenumfang zurückführen läßt oder ob sie im Sinne einer ökologischen Einpassung zu werten ist.

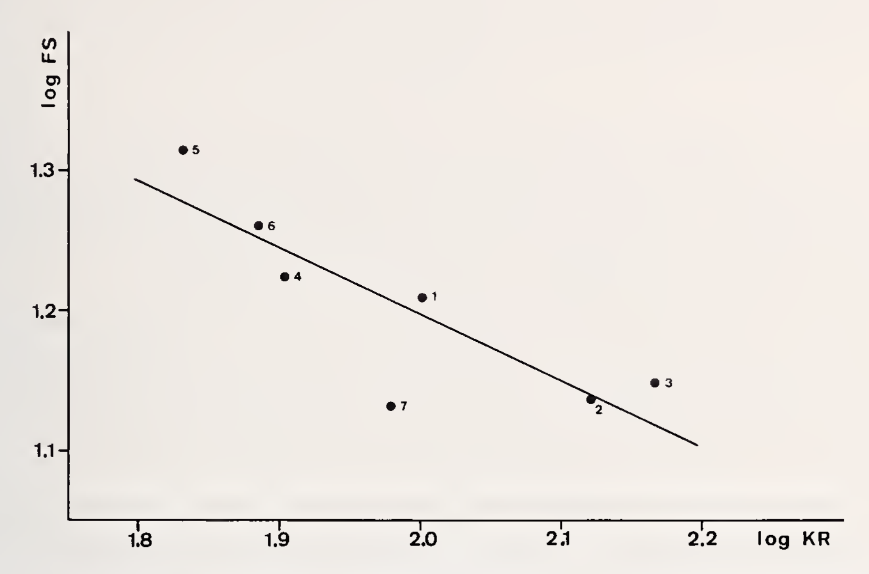


Abb. 3: Die Beziehung zwischen Kopf-Rumpflänge und Frequenzschwerpunkt. Vgl. Tab. 1 und 2.

Eine entsprechende allometrische Beziehung besteht zwischen Körpergewicht und Frequenzschwerpunkt; ein Zusammenhang zwischen der Körpergröße und der zeitlichen Dauer der Laute läßt sich nicht nachweisen.

Die gefundene Beziehung macht deutlich, daß die Frequenzlage allein kein taxonomisches Merkmal darstellt, vor allem bei Arten wie *C. flavescens*, die eine erhebliche geographische Größenvariation aufweisen. Für

Tabelle 2: Beziehungen zwischen Kopf-Rumpflänge (KR, in mm), Frequenzschwerpunkt (FS) und Dauer (T) der Abwehrlaute.

Nr.	Art	KR	FS/KR	FS x T	FS x T x 100/KR
1	*C. f. spurrelli*	101	0.1616	0.2673	0.2646
2	*C. f. manni*	132	0.1045	0.2636	0.1997
3	*C. giffardi*	146	0.0959	0.2968	0.2033
4	*C. poensis*	80	0.2100	0.3864	0.4830
5	*C. jouvenetae*	67	0.2731	0.4575	0.6828
6	*C. theresae*	76	0.2737	2.5168	3.3116
7	*C. wimmeri*	95	0.1421	2.9254	3.0794

den Artvergleich eignen sich besser qualitative Strukturmerkmale, wie sie aus Abb. 2 u. 4 ersichtlich sind. Tabelle 2 enthält Faktoren, die durch Kombination von FS, T und KR berechnet wurden. Der Vergleich dieser Faktoren und der Sonagramme läßt zwei deutliche Gruppen erkennen: *flavescens-giffardi* und *jouvenetae-theresae-wimmeri. C. poensis* nimmt eine Mittelstellung ein; in der Gestalt ähneln ihre Sonagramme der ersten Gruppe, in der Frequenzlage der zweiten.

Diskussion

Unsere Lautanalysen bestätigen weitgehend die taxonomischen Schlußfolgerungen, die Heim de Balsac und Mitarbeiter aus dem Studium von Sammlungsmaterial gezogen haben. Insbesondere bestätigen sie den Artstatus von *C. poensis, theresae, jouvenetae* und *wimmeri.*

Die beiden Arten *C.poensis* und *theresae* sind äußerlich so ähnlich, daß Dollman sie nicht unterschied und erst Heim de Balsac (1968) *theresae* als eigene Art erkannte und beschrieb. Chromosomenuntersuchungen von Meylan (1971) ergaben unterschiedliche, unverwechselbare Karyotypen (*poensis:* 2N = 52, NF = 70, *theresae:* 2N =50, NF = 82). Unsere Tiere aus Dabou, wo in der küstennahen Savanne die beiden Arten nebeneinander vorkommen, sind leicht an der unterschiedlichen Färbung zu erkennen. Bezüglich der Biotoppräferenz bestehen ebenfalls tiefgreifende Unterschiede: Die dunkle *C.poensis* ist typisch für den Regenwald, die graue *C.theresae* bevorzugt dagegen die Savanne, sie konnte von uns kein einziges Mal im Wald gefangen werden.

Heim de Balsac & Barloy (1966) haben in einer Revision des *flavescens*-Komplexes mehrere Formen zusammengefaßt, die ursprünglich als separate Arten galten. Zwei dieser Formen haben wir untersucht (*manni, spurrelli*) und stellen eine Übereinstimmung der Abwehrlaute fest. Eine weitere Form aus Ägypten zeigt höchstwahrscheinlich dieselbe Lautstruktur: Grünwald (1969) hat in einer sinnesphysiologischen Arbeit ein Oszillogramm eines „Warnlautes" von *C.flavescens deltae* (Synonym: *C.olivieri*) publiziert und gibt dazu folgende Daten: Frequenz des Grundtones 11–11.5 kHz, Frequenz der Obertöne etwa 22 und 33 kHz, Dauer 169.7 msec. Die Struktur des Lautes (Grundton + 2 Obertöne) stimmt mit *flavescens* überein (vgl. Tab. 1), auch die Frequenz liegt ± im Bereich dieser Art, wenn man bedenkt, daß die Daten mit einer anderen Methode (Oszillogramm) gewonnen wurden. Nur die Dauer ist anders als bei unseren *flavescens,* doch ist ein sicherer Vergleich aufgrund dieses einzigen Lautes nicht möglich. Die Originalaufnahmen sind leider nicht mehr vorhanden (Grünwald, in litt.). Die Übereinstimmungen in der Lautstruktur und der Frequenzlage scheinen jedoch die Entscheidungen von Heim de Balsac & Barloy (l. c.) zu bestätigen.

Problematisch ist nach den vorliegenden Ergebnissen die Stellung von *C.giffardi*. Die Abwehrlaute lassen sich nicht von *manni* unterscheiden und es stellt sich die Frage, ob es sich hier nicht eher um eine weitere *flavescens*-Unterart handle. Unter *C.giffardi* faßte Heim de Balsac (1959, 1968, 1970) die Riesenformen *C.giffardi* de Winton und *C. (Praesorex) goliath* Thomas zusammen. Heim de Balsac & Barloy (l. c.) betonen die Schwierigkeit, *giffardi* von großen *flavescens manni* zu unterscheiden, da einzelne Exemplare von *manni* durchaus die Größe von *giffardi* erreichen. Ihr Artstatus wird nach diesen Autoren neben dem zweifelhaften Fellkriterium hauptsächlich durch ihre Verbreitung gerechtfertigt: „La cohabitation sur d'immenses régions, le pelage souvent particulier dans le groupe *giffardi*, constitut des critères inattaquables." Unsere Fänge in Ober-Volta (HV) und Mali haben nun allerdings gezeigt, daß die beiden Arten ihre größte Dichte in demselben anthropogenen Milieu erreichen (Dörfer und Städte), sich hier aber offensichtlich gegenseitig ausschließen. Während die Städte Mopti (Mali) und Banfora (HV) ausschließlich von *C. f. manni* besiedelt waren, fingen wir in Bobo-Dioulasso (HV) und Ouagadougou (HV) ausnahmslos nur *C. giffardi*. Die Möglichkeit, als vikariierende Arten aufzutreten, läßt auf eine phyletisch junge Separation schließen, womit sich die ähnlichen Klangspektrogramme erklären könnten. Allerdings sind weitere Untersuchungen nötig, um über den systematischen Status von *C. giffardi* definitive Klarheit zu erhalten.

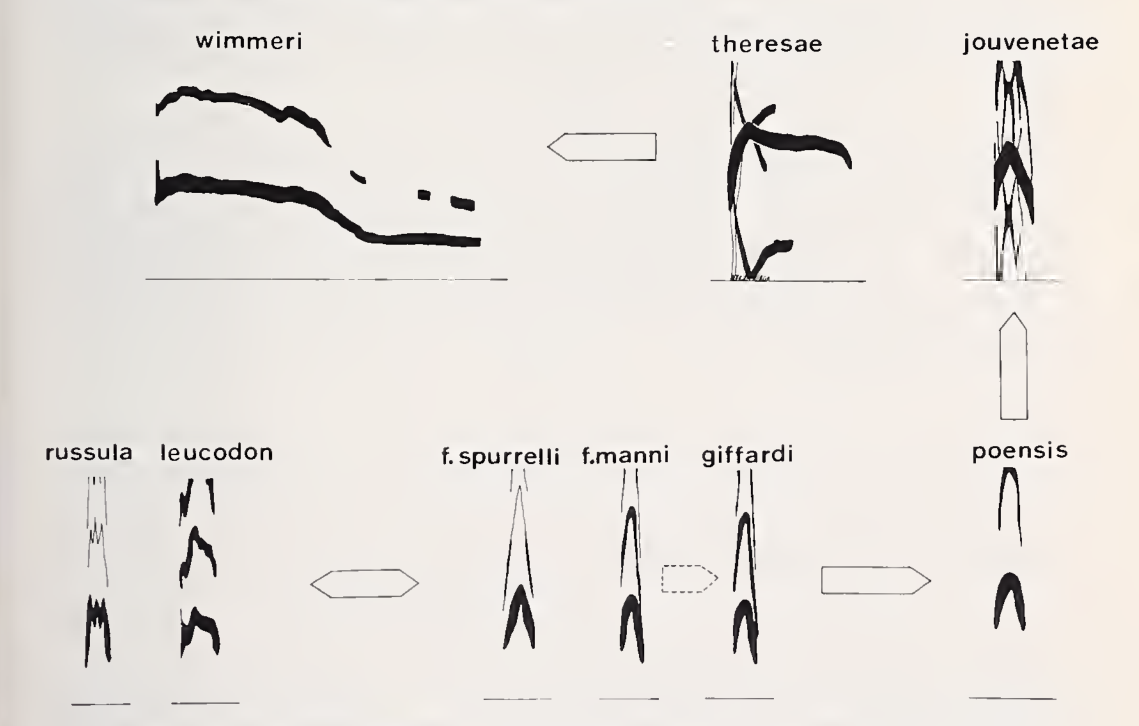


Abb. 4: Ähnlichkeitsbeziehungen der Abwehrlaute europäischer und afrikanischer Crociduren.

Vergleicht man die Abwehrlaute der afrikanischen Arten mit denen europäischer Crociduren, so findet man die größten Übereinstimmungen zwischen den europäischen Arten (*russula, leucodon*) und den *flavescens/giffardi*-Gruppen (Abb. 4). Die übrigen Arten lassen sich davon ableiten. *C. jouvenetae, theresae* und *wimmeri* sind hochdifferenzierte Arten, was im letzteren Fall in Übereinstimmung mit Heim de Balsac & Aellen (l. c.) steht, die *wimmeri* als Isolationsform ansehen. Ob die in Abb. 4 dargestellte Ableitung einer phylogenetischen Entwicklung entspricht, können nur weitere Untersuchungen an anderen Soriciden klären.

Zusammenfassung

Abwehrlaute afrikanischer *Crocidura*-Arten werden beschrieben und ihre Brauchbarkeit als taxonomisches Merkmal demonstriert. Zwischen Körpergröße und Lautfrequenz besteht eine negativ allometrische Beziehung. 4 von 6 Arten lassen sich aufgrund qualitativer Unterschiede im Sonagramm determinieren; *C. flavescens* und *C. giffardi* lassen sich nicht unterscheiden, der Artstatus von *C. giffardi* bedarf noch einer endgültigen Klärung. Phylogenetische Beziehungen werden diskutiert.

Summary

In this paper we describe defence calls of African shrews (Genus *Crocidura*). The systematic value of the calls is demonstrated. Body size of the shrews and the frequency of their calls are corellated in a negativ allometric way. 4 of 6 species can be identified by use of qualitative sonographic differences. *C. flavescens* and *C. giffardi* cannot be distinguished by their calls; the systematic position of *C. giffardi* needs a final clearing up. Phylogenetic relations are being discussed.

Résumé

Les cris défensifs de quelques espèces de Crocidures africaines sont décrits, et leur utilité taxonomique est démonstrée. Il existe un rapport allométrique négatif entre la taille corporelle et la fréquence sonore. Sur 6 espèces, 4 peuvent être déterminées sur la base de différences qualitatives dans les sonagrammes. En revanche, *C. flavescens* et *C. giffardi* ne sont pas discernables et le statut spécifique de *C. giffardi* demande un réexamen. Les rapports phylétiques de ces Crocidures sont discutés.

Literatur

Andrew, R. J. (1963 a): The Origin and Evolution of the Calls and Facial Expressions of the Primates. Behaviour 20: 1–109.

— (1963 b): Trends Apparent in the Evolution of Vocalization in the Old World Monkeys and Apes. Symp. Zool. Soc. London, No. 10: 89–101.

Bergmann, H.-H. (1976): Konstitutionsbedingte Merkmale in Gesängen und Rufen europäischer Grasmücken (Gattung *Sylvia*). Z. Tierpsych. 42: 315–329.

Eisenberg, J. F., L. R. Collins und C. Wemmer (1975): Communication in the Tasmanian Devil *(Sarcophilus harrisii)* and a Survey of Auditory Communication in the Marsupialia. Z. Tierpsych. 37: 379–399.

Gould, E. (1975): Neonatal vocalization in bats of eight genera. J. Mamm. 56: 15–29.

Grünwald, A. (1969): Untersuchungen zur Orientierung der Weißzahnspitzmäuse (Soricidae-Crocidurinae). Z. vergl. Physiol. 65: 191—217.

Heim de Balsac, H. (1958): La réserve naturelle intégrale du Mont Nimba. XIV Mammifères insectivores. Mémoires de l'IFAN, Dakar, No. 53: 301–337.

— (1959): Nouvelle Contribution à l'Étude des Insectivores Soricidae du Mont Cameroun (Ergebnisse der Reise Eisentrauts 1957/58). Bonn. zool. Beitr. 10: 198–217.

— (1968): Recherches sur la faune de Soricidae de l'Ouest africain (du Ghana au Senegal). Mammalia 32: 379–418.

— (1970): L'unité spécifique entre *Crocidura giffardi* de Winton et *C. goliath* Th. se trouve démontrée grâce aux plus récents captures effectuées au Cameroun. Bonn. zool. Beitr. 21: 83–88.

— und V. Aellen (1958): Les Soricidae de basse Côte d'Ivoire. Rev. suisse Zool. 65: 921–956.

— und J.-J. Barloy (1966): Révision des Crocidures du Groupe *flavescens-occidentalis-manni*. Mammalia 30: 601–633.

Hutterer, R. (1976): Deskriptive und vergleichende Verhaltensstudien an der Zwergspitzmaus, *Sorex minutus* L., und der Waldspitzmaus, *Sorex araneus* L. (Soricidae-Insectivora-Mammalia). Dissertation Zool. Inst. Wien (unpubl.).

— (in Vorber.): Art- und gattungstypische Schallsignale bei Spitzmäusen der Gattungen *Sorex, Neomys, Crocidura* und *Suncus*.

Meylan, A. (1967): La formule chromosomique de *Crocidura occidentalis kivu* Osgood (Mammalia-Insectivora). Rev. suisse Zool. 74: 685–691.

— (1971): Chromosomes de Soricidés de Côte d'Ivoire (Mammalia, Insectivora). Rev. suisse Zool. 78: 604–613.

Tembrock, G. (1960): Homologieforschung an Canidenlauten. Verh. Dtsch. Zool. Ges. 1959, Zool. Anz. Suppl. 23: 320–326.

— (1962): Methoden der vergleichenden Lautforschung. S. 329–338 in: Symposium Theriologicum, Brno 1960 (Hrsg. J. Kratochvíl und J. Pelikán), Prag.

— (1963): Acoustic behaviour of mammals. S. 751–786 in: Acoustic Behaviour of Animals (R. G. Busnel ed.). Amsterdam-London-New York (Elsevier).

— (1967): Probleme der Phylogenie der Lautgebung der Säugetiere. Zool. Beitr. N.F. 13: 409–439.

Vogel, P. (1976): Energy Consumption of European and African Shrews. Acta Theriol. 21: 195–206.

Watts, C. H. S. (1975): Vocalizations of Australian hopping mice (Rodentia: *Notomys*). J. Zool. Lond. 177: 247–263.

Anschriften der Verfasser: Dr. Rainer Hutterer, Zool. Forschungsinst. u. Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1. – Prof. Dr. Peter Vogel, Institut de zoologie et d'écologie animale, Pl. du Tunnel 19, CH-1005 Lausanne.